

Historia de los bosques templados del sur de Chile durante el Tardiglacial y Postglacial

History of the temperate forests of southern Chile during the Late-Glacial and Holocene

CAROLINA VILLAGRAN

Laboratorio de Sistemática y Ecología Vegetal, Departamento de Biología,
Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile

RESUMEN

La interpretación climática de la historia Cuaternaria de los bosques templados de Chile se ha basado principalmente en evidencias provenientes de la Depresión Intermedia de la Región de los Lagos (39-43°S), que han enfatizado los efectos de las variaciones de temperatura y precipitación en el cambio vegetacional. En este trabajo se correlaciona la evidencia palinológica proveniente de la Región de los Lagos, en base a líneas isopolen, considerando sitios en un rango geográfico más amplio dentro de la región que incluye la costa oriental glaciada de la Isla de Chiloé y las cordilleras de los Andes y de la Costa.

La correlación de los diagramas de polen durante el intervalo 12.500-9.500 años A.P. muestra que un corto período con vegetación herbácea pionera fue sucedido por bosques de Myrtaceae y *Nothofagus* tipo *dombeyi* en los sitios bajos, de *Nothofagus*, *Podocarpus* y *Fitzroya/Pilgerodendron* en altitudes intermedias y desarrollo de Tundras Magallánicas de *Astelia*, *Donatia* y *Gaimardia* en las cimas de montañas. Este patrón vegetacional sugiere abundantes lluvias durante el Tardiglacial y transición Pleistoceno-Holoceno en el sur de Chile. En los sitios bajos, la tendencia general hacia el desarrollo de bosques durante este período se asocia al relleno gradual de los lagos, seguido por el desarrollo de Vegas de Cyperaceae. Ello sugiere un paulatino incremento de las temperaturas.

A los 9.500 años A.P. se observa un marcado cambio en la composición del bosque, caracterizado por un retroceso de las Myrtaceae hacia los sitios más oceánicos del sur de la Isla de Chiloé, el desplazamiento de *Nothofagus* tipo *dombeyi* hacia ambas cordilleras, y la dominancia de los elementos más termófilos de los bosques lluviosos Valdiviano y Nordpatagónico en la Depresión Intermedia. En La Cordillera de los Andes codominan *Nothofagus procera/obliqua* y *N.* tipo *dombeyi*. Este patrón vegetacional sugiere una fuerte disminución de las lluvias en el Holoceno temprano y medio y/o aumento de las temperaturas. Solamente después de los 3.000 años A.P. los taxa Valdivianos, tales como *Eucryphia/Caldcluvia* y Nordpatagónicos, tales como *Fitzroya/Pilgerodendron* y *Saxegothaea* expanden hacia los Andes.

Se concluye que la actual composición florística y distribución geográfica de los bosques templados de Chile es muy reciente y se produjo a través de eventos graduales de expansión de los taxa en diferentes tiempos durante el Tardiglacial y Holoceno. Esta dinámica fue determinada principalmente por: (i) Gradientes topográficos en las precipitaciones; (ii) antigua posición de los refugios en la Cordillera de la Costa y borde norte de la Región de los Lagos, y (iii) la modificación de sustratos asociada al relleno de lagos y pantanos en la Depresión Intermedia y al vulcanismo en los Andes.

Palabras claves: Bosques templados, paleoclima Tardiglacial-Postglacial, palinología, Región de los Lagos, Chile, refugios.

ABSTRACT

The climatic interpretation of the Late-Quaternary history of the temperate forests of Chile has been based primarily on palynological evidence from the Central Depression of the Lake District (39-43°S), which emphasized the effects of temperature and precipitation variations on vegetational change. In the present work the palynological sequences available for the Lake District are correlated, based on isopollen lines, and compared with evidence from a broad range of sites, including the glaciated lowlands of eastern Chiloé Island and the Andean and Coastal Ranges.

The correlation of pollen diagrams for the interval 12,500-9,500 yr. B.P. shows that a short period of pioneering herbaceous wetlands was followed by expansion of Myrtaceae and *Nothofagus dombeyi*-type forests in the lowlands, and of *Nothofagus*, *Podocarpus* and *Fitzroya/Pilgerodendron* forests at mid-elevation sites. At the same time, *Astelia*, *Donatia* and *Gaimardia* moorland developed on the mountaintops. This vegetation pattern suggests increased rainfall during the Late-Glacial and Pleistocene/Holocene transition in southern Chile. The general trend towards forest expansion is associated in the lowlands with a gradual filling of lakes and the appearance of Cyperaceae marshes, suggesting a gradual increase in temperature.

At ca. 9,500 yr. B.P. there is a marked change in forest composition characterized by a decrease of Myrtaceae and *N. dombeyi*-type, which occupy mid- and higher elevations in both the Coastal and Andean ranges, and by a greater abundance of more thermophilous elements of the Valdivian and North- Patagonian rainforests in the Central Depression (*Eucryphia* and *Weinmannia*). Forests near timberline in the Andes were dominated by *Nothofagus procera/obliqua* and *N. dombeyi*-type. These vegetation changes suggest a strong decrease in rainfall during the early and mid-Holocene. It was only 3,000 yr. ago that Valdivian taxa, such as *Eucryphia/Caldcluvia*, and North- Patagonian elements, such as *Weinmannia*, *Fitzroya/Pilgerodendron* and *Saxegothaea*, expanded in the Andes.

It is concluded that the present floristic composition and geographical distribution of temperate rainforests in Chile is very recent and resulted from the gradual expansion of taxa at different times during the Late-Glacial and Holocene. The actual patterns were determined mainly by: (i) topographical gradients in precipitation, (ii) the past location of forest refugia on the Coastal Range and to the north of the Lake District, and (iii) substrate modification associated with desiccation of lakes and marshes in the Central Depression and with volcanism in the Andes.

Key words: Temperate forests, Late-Glacial-Holocene paleoclimate, palynology, Chilean Lake District, refugia.

INTRODUCCION

El régimen pluviométrico de la zona templada de Chile, al sur de los 38°S, está marcado por la permanente influencia de actividad frontal asociada a los vientos del oeste de las latitudes medias. La presencia de dos cadenas montañosas, la Cordillera de los Andes y la Cordillera de la Costa, determina, además, un abrupto gradiente este-oeste en la distribución de las lluvias, con fuerte concentración de las mismas en la vertiente pacífica de la Cordillera de la Costa y en la vertiente chilena de los Andes. En estos sectores se desarrollan los bosques templados siempreverdes más densos y diversos de Austrosudamérica.

Las diferencias florísticas entre los bosques de ambas cadenas montañosas, principalmente debidas al predominio de varias especies de *Nothofagus* en los Andes y de *Myrtaceas* arbóreas en la Cordillera de la Costa, obedecen tanto a las diferencias en la distribución de las lluvias, como a factores geomorfológicos y edáficos que resultan de una historia glacial y de regímenes de perturbación diferentes. De acuerdo a los antecedentes geológicos (Mercer 1984, Porter 1981), la Cordillera de los Andes en la zona templada de Chile fue completamente glaciada y ha sido afectada por intenso vulcanismo durante gran parte del Cuaternario (Stern 1990, Veblen *et al.* 1977, 1981). La Depresión Intermedia también ha sido fuertemente perturbada por efecto periglacial. Por el contrario, la Cordillera de la Costa no fue glaciada y constituyó el principal refugio de los bosques templados sudamericanos durante el Pleistoceno. Las evidencias palinológicas (Heusser 1983, Villagrán 1988b) y la distribución discontinua de varias formaciones vegetales que se desarrollan actualmente en las cimas de la Cordillera de la Costa de Chile central-sur (Villagrán 1990) sugieren que durante las glaciaciones las formaciones vegetales más higrófilas del sur

de Chile expandieron hacia el norte a lo largo de esta cadena montañosa.

Los antecedentes sobre el clima e historia de los bosques templados de Chile durante el último ciclo glacial-interglacial provienen fundamentalmente de reconstrucciones paleoambientales realizadas en la Región de los Lagos (39-43°S), según datos palinológicos aportados principalmente por Heusser (1966, 1984) durante los tres últimos decenios y, más recientemente, por Villagrán (1980, 1985, 1988a). Esta región es clave para entender la historia de los bosques templados de Chile, porque representa la actual área de confluencia de los principales tipos de bosque lluvioso de Chile (Cadufolio Maulino, Valdiviano, Nordpatagónico y Subantártico). Es, además, la zona de transición entre los territorios que fueron totalmente glaciados y aquellos situados al norte de los 44°S, en que los glaciares afectaron solamente a los Andes.

Las secuencias de polen mejor estudiadas, que han servido de base para las reconstrucciones climáticas, se encuentran en la Depresión Intermedia de la Provincia de Llanquihue y en la costa oriental de la Isla de Chiloé, estando ambas regiones situadas cerca del límite occidental que alcanzaron los glaciares andinos. A pesar de que estas áreas son muy sensibles a las pequeñas oscilaciones experimentadas por los glaciares, su vegetación no representa toda la heterogeneidad florística regional y, además, pueden haber sido fuertemente alterada por efectos periglaciales, de tal manera que las secuencias de polen de la Depresión Intermedia reflejarían tanto las sucesiones edáficas locales como cambios climáticos. En este trabajo se propone un esquema de la historia climática y vegetacional de los bosques templados de Chile, basado en la correlación de registros palinológicos provenientes de un amplio ámbito geográfico dentro de la Región de los Lagos del sur de Chile. A las secuencias palinológicas de la

Depresión Intermedia se agregan datos de sitios montañosos en la Cordillera de los Andes y Cordillera de la Costa. Creemos que el análisis del conjunto de la evidencia palinológica disponible permitirá interpretar mejor el cambio climático regional.

MATERIAL Y METODOS

La Fig. 1 muestra la Región de los Lagos de Chile (X Región), destacando la posición de los principales lagos, el límite occidental que alcanzaron los hielos durante

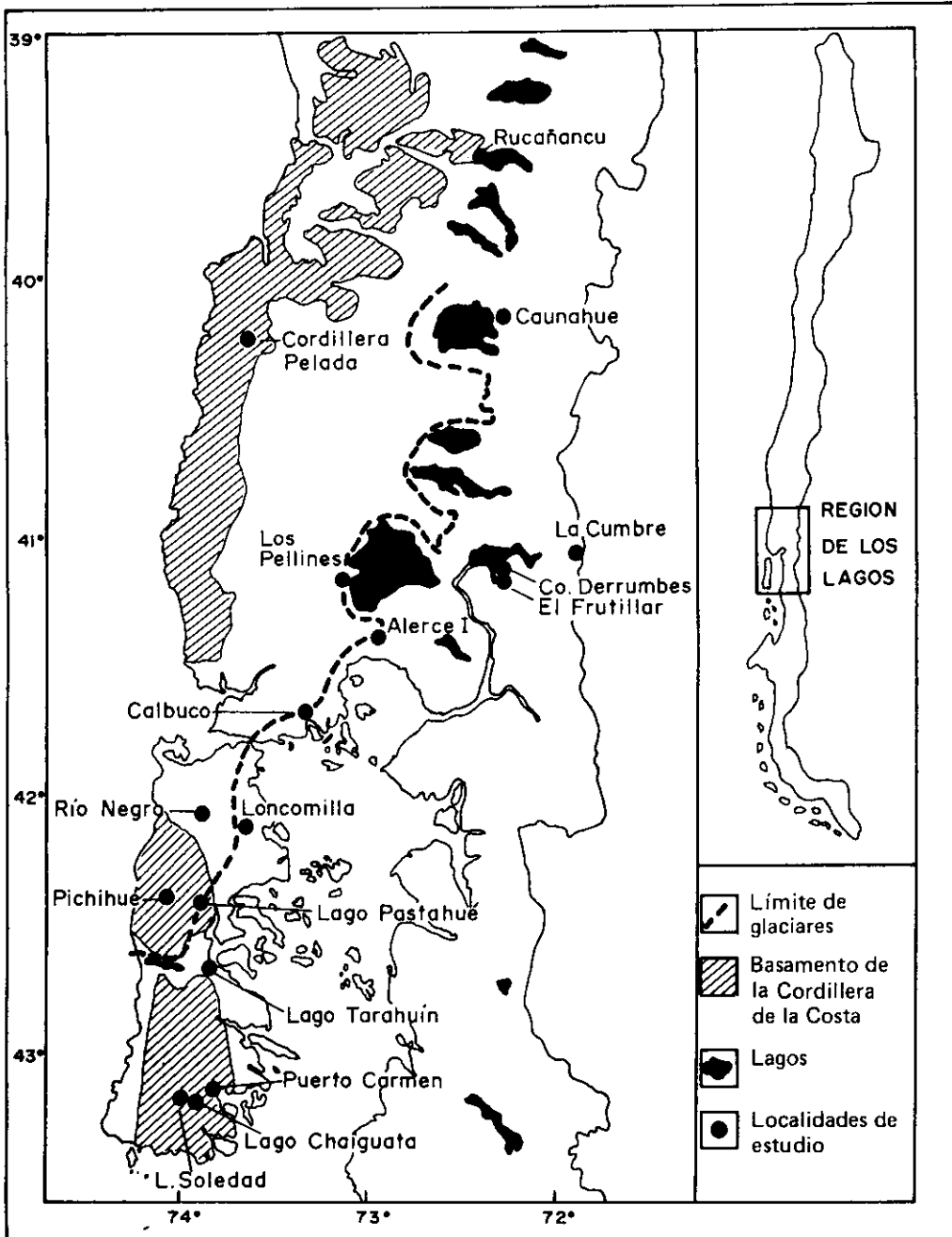


Fig. 1: Situación geográfica de las localidades comparadas en este trabajo. Se indica, además, el límite de los glaciares en la Región de los Lagos durante el Pleistoceno, Basamento de la Cordillera de la Costa (achurado) y posición de los principales lagos.

Geographic location of sites compared in this work. The limit of glaciers in the Lake District during the Pleistocene, the coastal range basement (shaded), and the situation of lakes are also shown.

la última glaciación, el basamento de la Cordillera de la Costa y los sitios de estudio. En la Tabla 1 se detallan las coordenadas geográficas y altitudes de los sitios comparados y las respectivas referencias bibliográficas. En la Tabla 2 se indican los montos anuales de precipitaciones de las estaciones más cercanas a los sitios analizados. Las características de la vegetación actual de la Región de los Lagos han sido estudiadas por Oberdorfer (1960), Villagrán (1980, 1985), entre otros. La interpretación climática propuesta considera las características ecofisiológicas de las especies arbóreas de acuerdo a estudios de varios autores (referencias en Villagrán 1988a). La reconstrucción de la historia del bosque templado de Chile se basa en el análisis de la distribución pasada de los elementos arbóreos más conspicuos en los registros palinológicos. Obviamente, las diferencias en la producción, dispersión y preservación del polen de los taxa arbóreos han limitado nuestra selección a aquellos que se registran en los diagramas de polen con frecuencias y abundancias suficientes como para permitir la comparación entre sitios. Se considera la paleodis-

tribución de los taxa seleccionados en los tres períodos en que se produjeron los cambios climáticos más importantes: Tardiglacial, 12.500-9.500 A.P.; Holoceno temprano y medio, 9.500-3.000 A.P.; Holoceno tardío, 3.000 A.P. al presente. Los mapas de distribución pasada de los taxa fueron confeccionados en base a líneas isopolen, que representan los porcentajes promedios de polen de cada taxa dentro de cada uno de los tres períodos considerados. En la Tabla 3 se muestra la distribución actual de los taxa arbóreos que se estudian en el trabajo, de acuerdo a Rodríguez, Matthei y Quezada (1983).

PALEODISTRIBUCION DE LOS
TAXA ARBOREOS

Nothofagus tipo *dombeyi* y
Podocarpus nubigena

Durante el lapso 12.500-9.500 años A.P. *Nothofagus* tipo *dombeyi* fue la especie dominante, con porcentajes promedios de polen sobre 30%, tanto en la Cordillera de la Costa como en la Depresión Intermedia

TABLA 1

Registros palinológicos del sur de Chile comparados en este trabajo
Palynological records for southern Chile compared in this work

Localidades	Coordenadas (lat. long.)	Altitud (m)	Referencia
Rucañancu	39°33' - 72°18'	290	Heusser 1984
Caunahue	40°00' - 72°00'	500	Markgraf 1991
Cordillera Pelada	40°10' - 73°30'	975	Heusser 1982
La Cumbre	41°03' - 71°51'	975	Villagrán 1980
Los Pellines,	41°10' - 41°45'	100/125	Heusser 1966
Calbuco, Alerce I	72°50' - 73°10'		
Cerro Derrumbes II	41°11' - 72°15'	810	Villagrán 1980
El Frutillar	41°12' - 72°15'	920	Villagrán 1980
Río Negro	42°03' - 73°50'	60	Villagrán 1988b
Loncomilla	42°10' - 73°39'	140	Villagrán 1991a
Laguna Pastahue	42°22' - 73°49'	150	Villagrán 1985
Pichihué	42°23' - 74°00'	700	Villagrán 1991b
Lago Tarahuín	42°43' - 73°47'	60	Villagrán 1991a
Puerto Carmen	43°09' - 73°45'	10	Villagrán 1988a
Lago Chaiquata	43°10' - 73°53'	300	Villagrán 1988a
Laguna Soledad	43°10' - 73°53'	250	Villagrán 1988a

TABLA 2

Precipitaciones anuales de estaciones representativas de la Región de los Lagos en perfiles E/W y entre las latitudes 39° y 43°S. (Datos de varias fuentes, cfr. Villagrán 1980, 1988b)
Annual rainfall from representative stations in the Lake District (39-43°S). Data from various sources (see Villagrán 1980, 1988b)

Estación	Lat. °S	Long. °W	Altura (m)	Precipitación anual (mm)
Valdivia	39°48'	73°14'	9	2.349
Punta Galera	40°01'	73°44'	40	2.077
Río Bueno	40°19'	72°55'	58	1.235
Osorno	40°35'	73°09'	24	1.216
Puerto Blest	41°01'	71°49'	764	4.026
Casa Pangue	41°03'	71°53'	320	3.600
Peulla	41°05'	72°02'	190	3.377
Frutillar	41°07'	72°59'	139	1.659
Punta Huano	41°08'	72°17'	200	3.000
Cayutué	41°10'	72°26'	221	4.340
Bariloche	41°10'	71°21'	786	1.444
Los Riscos	41°12'	72°34'	51	2.298
Ensenada	41°12'	72°32'	66	2.460
Lago Chapo	41°24'	72°33'	330	4.500
Puerto Montt	41°28'	72°57'	5	2.342
Mauilín	41°37'	73°35'	47	1.915
Punta Corona	41°47'	73°52'	56	2.411
Pudeto	41°54'	73°48'	11	1.808
Morro Lobos	42°04'	73°24'	70	2.446
San Pedro	42°15'	73°55'	600	3.050
Castro	42°29'	73°48'	80	1.599
Quellón	43°10'	73°43'	4	2.048
Futaleufú	43°12'	71°52'	330	2.150
Isla Guafo	43°34'	74°45'	140	1.409
Melinka	43°54'	73°46'	5	3.130

TABLA 3

Distribución actual de los taxa arbóreos estudiados
en las regiones administrativas de Chile
Present distribution of arboreal taxa in the Political Regions of Chile

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<i>Aextoxicon punctatum</i>				-----								
<i>Amomyrtus/Myrceugenia</i>				-----								
<i>Nothofagus obliqua</i>						-----						
<i>Nothofagus dombeyi</i> -tipo						-----						
<i>Nothofagus procera</i>								-----				
<i>Prumnopitys andina</i>								-----				
<i>Podocarpus nubigena</i>								-----				
<i>Tepualia stipularis</i>								-----				
<i>Weinmannia trichosperma</i>								-----				
<i>Eucryphia cordifolia</i>									-----			
<i>Caldcluvia paniculata</i>									-----			
<i>Fitzroya cupressoides</i>										-----		
<i>Pilgerodendron uviferum</i>											-----	

de la Región de los Lagos. Su abundancia máxima la alcanzó en los sectores más oceánicos de la Cordillera de la Costa, con porcentajes promedio sobre 40%, sobrepasando 65% en el sur de la Isla de Chiloé (Fig. 2). Al norte de la Región de los Lagos, en Rucañancu, y en la costa oriental de la Isla de Chiloé, en Pastahué y Puerto Carmen, el taxon no sobrepasa 25%.

9.500 y 3.000 años A.P., *N. tipo dombeyi* ocupó los sectores montañosos altos de ambas cordilleras, especialmente la Cordillera de los Andes, adquiriendo así su actual distribución (Fig. 2).

Podocarpus nubigena exhibe un patrón de distribución similar a *N. tipo dombeyi* (Fig. 2): entre 12.500-9.500 años A.P. se concentró preferentemente en la Cordi-

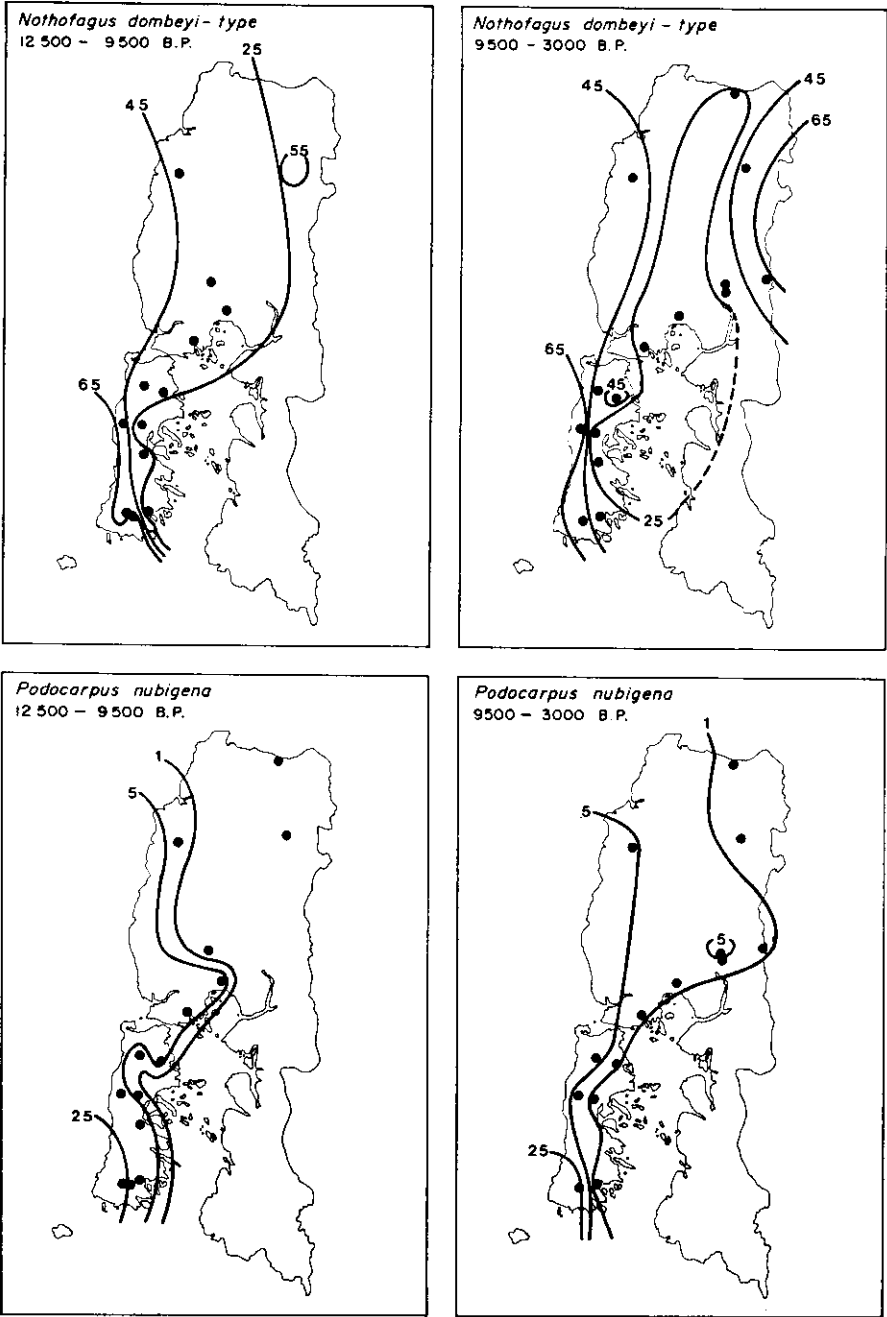


Fig. 2: Líneas isopolen para *Nothofagus dombeyi*-tipo y *Podocarpus nubigena*. Isopollen lines for *Nothofagus dombeyi*-type and *Podocarpus nubigena*.

ltera de la Costa, con porcentajes promedio entre 5 y 20%, sobrepasando el 30% solamente al suroeste de la Isla de Chiloé. El taxon penetra debilmente hacia el este en torno al Seno de Reloncaví, con mayor influencia oceánica hacia el interior debido a la interrupción de la Cordillera de la Costa. Entre 9.500 y 3.000 años A.P., el taxon avanzó hacia el sector andino, en torno al lago Todos los Santos, región en la que se encuentra en la actualidad.

Myrtaceae

Los taxa de *Myrtaceae* exhiben un patrón de distribución distinto al de las dos especies anteriores. Durante el lapso 12.500-9.500 años A.P., el tipo *Amomyrtus/Myrceugenia* presentó su máxima abundancia, con porcentajes promedio entre 25 y 50%, en sectores de baja altitud del extremo sur de la Depresión Intermedia y en la costa oriental de la Isla de Chiloé (Fig. 3). Entre 9.500 y 3.000 años A.P.,

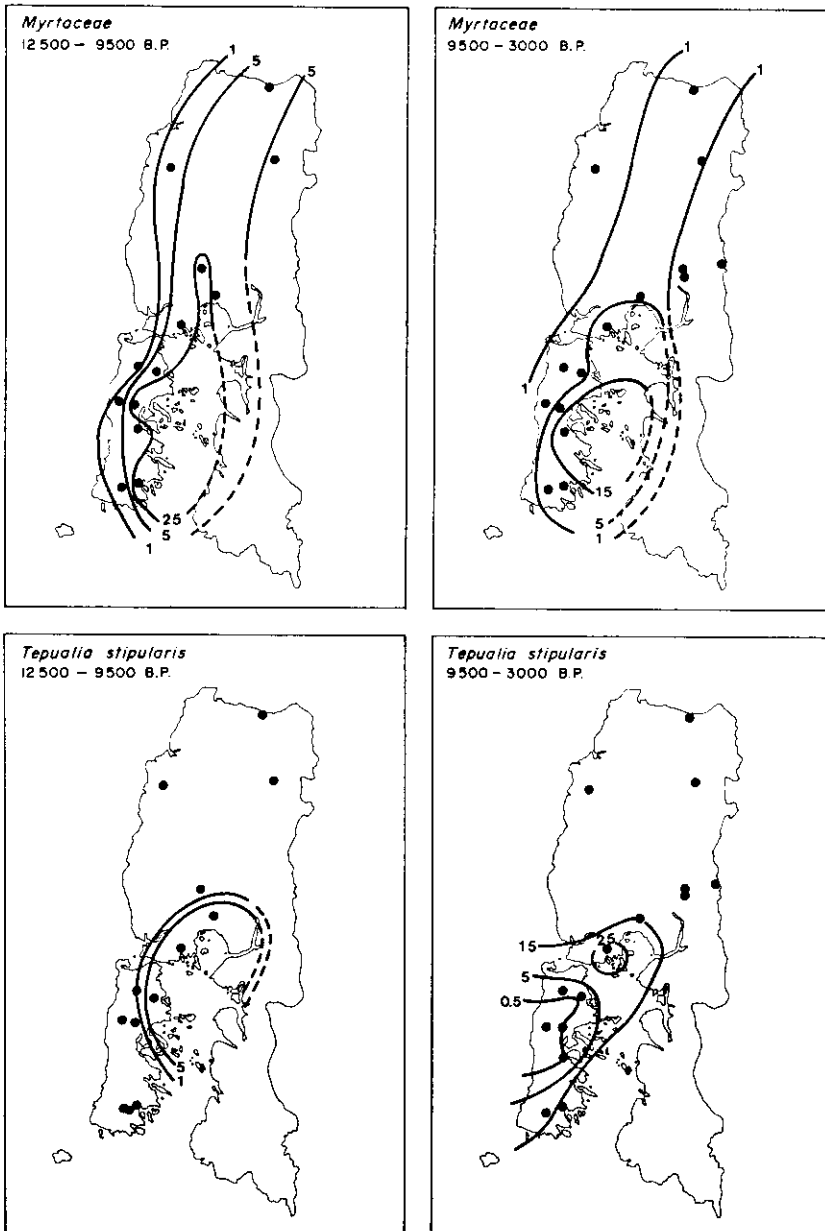


Fig. 3: Líneas isopolen para las *Myrtaceae* y *Tepualia stipularis*.

Isopollen lines for *Myrtaceae* and *Tepualia stipularis*.

se produjo una contracción de su área de distribución, disminuyendo ostensiblemente su abundancia en la Depresión Intermedia y ocupando preferentemente la costa oriental de la Isla de Chiloé.

Tepualia stipularis (Fig. 3) muestra un patrón semejante al del tipo *Amomyrtus/Myrceugenia*. Entre 12.500 y 9.500 años A.P. la especie se concentró en el extremo sur de la Depresión Intermedia y en la costa norte de Chiloé. Entre 9.500 y 3.000 años A.P., se aprecia una clara expansión local, extendiéndose al mismo tiempo hacia el

suroeste de la Isla de Chiloé, lugares donde la especie actualmente es dominante.

Aextoxicon punctatum y
Prumnopitys andina

Estas dos especies, que exhiben su máximo desarrollo en el sector norte de la Región de los Lagos, mostraron una dinámica distribucional distinta a la de todos los taxa anteriormente analizados. *Aextoxicon punctatum* presentaba una distribución discontinua entre 12.500 y 9.500 años A.P. (Fig. 4), con un porcentaje promedio de

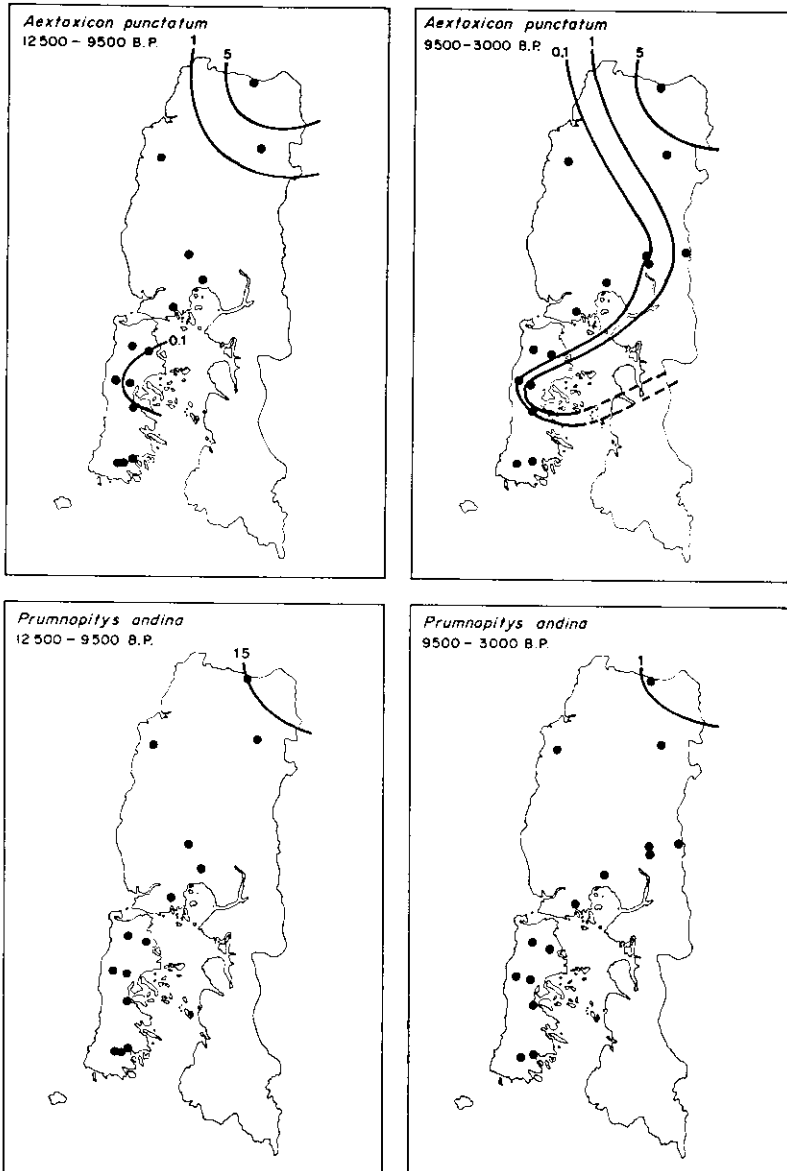


Fig. 4: Líneas isopolen para *Aextoxicon punctatum* y *Prumnopitys andina*.
Isopollen lines for *Aextoxicon punctatum* and *Prumnopitys andina*.

polen de 12% en Rucañancu, menos de 5% en Caunahue, ausencia en los sitios situados más hacia el sur en la Depresión Intermedia, y leve reaparición en el centro-oriente de la Isla de Chiloé, en Pastahué. Durante el lapso 9.500-3.000 años A.P. se observó una clara expansión del taxon hacia el sector andino-sur de la Región de los Lagos, abarcando la costa oriental de Chiloé.

Prumnopitys andina, un elemento del bosque Andino de Chile central-sur, exhibe porcentajes de hasta 15% solamente en Rucañancu, al norte de la Región de los

Lagos. Entre 9.500 y 3.000 años A.P. su abundancia disminuye drásticamente.

Nothofagus procera/obliqua

Otro taxon que también avanzó a la Región de los Lagos desde el norte es *Nothofagus procera/obliqua*, elemento característico del Bosque Caducifolio templado de Chile central-sur. Entre 12.500 y 9.500 años A.P. su representatividad es muy menguada en la zona de estudio, con porcentajes promedio que alcanzan 10% solamente en Rucañancu (Fig. 5). Durante el lapso

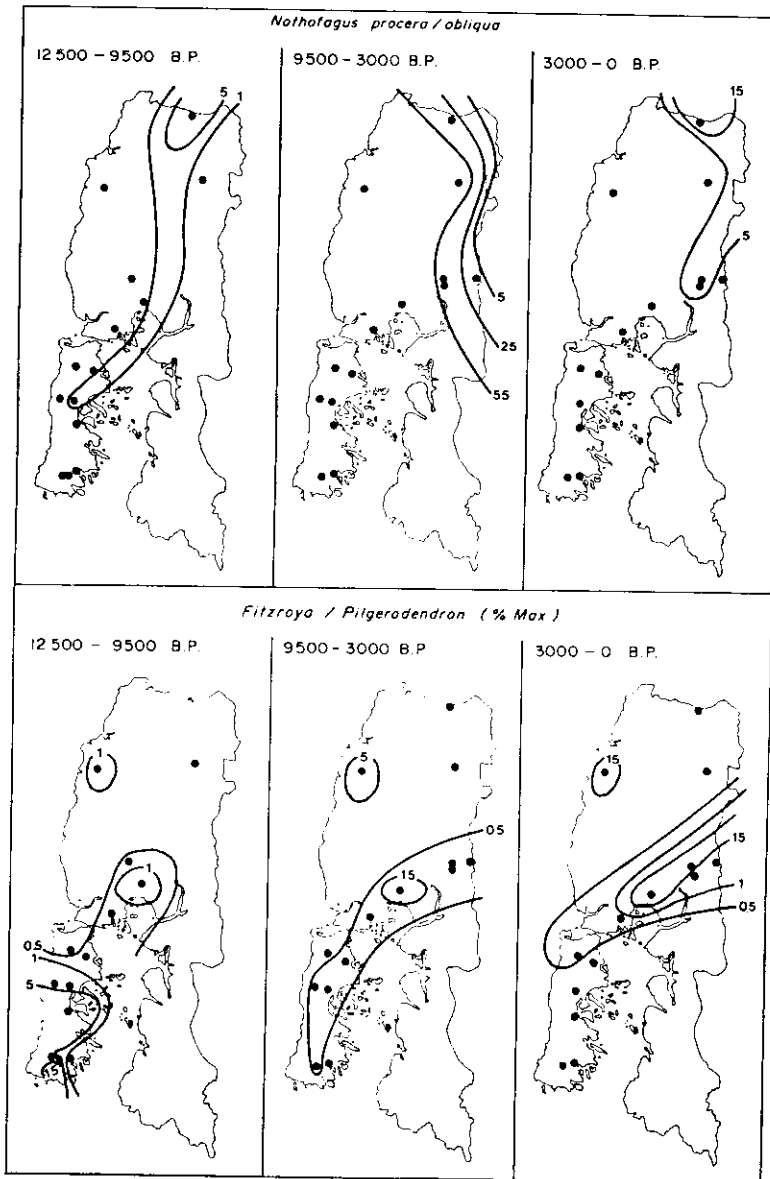


Fig. 5: Líneas isopolen para *Nothofagus procera/obliqua* y *Fitzroya/Pilgerodendron*.
Isopollen lines for *Nothofagus procera/obliqua* and *Fitzroya/Pilgerodendron*.

9.500-3.000 años A.P. se produjo una fuerte expansión del taxon hacia el sur, por el sector andino, alcanzando altos porcentajes promedios en los sectores montañosos del lago Todos los Santos, y llegando hasta el límite con Argentina, en el sitio La Cumbre. En los últimos 3.000 años el área geográfica del taxon se contrajo nuevamente al extremo norte de la Región de los Lagos (Fig. 5).

Fitzroya-Pilgerodendron

Dentro de las Coníferas, *Fitzroya/Pilgerodendron* presenta un comportamiento similar al descrito para *Podocarpus nubigena* (Fig. 2). Entre 12.500 y 9.500 años A.P. se observó el desarrollo máximo de *Fitzroya/Pilgerodendron* en el sector central-sur de la Isla de Chiloé, con altos porcentajes en las montañas de Laguna Chaiquata (hasta 22%) y en los sectores de baja altitud del Lago Tarahuín (hasta 11%) (Fig. 5). En las cimas de la Cordillera de la Costa, donde el taxa se distribuye actualmente, los porcentajes no sobrepasaban el 4%.

Entre 9.500 y 3.000 años A.P. el taxon se desplazó hacia el norte por la Depresión Intermedia, alcanzando porcentajes de hasta 21% en Alerce I. En la Cordillera Pelada los porcentajes aumentan al doble, en relación al período anterior. A partir de 3.000 años A.P. se alcanzó la actual distribución andina del taxa, con porcentajes de hasta 19% en los cerros en torno al Lago Todos los Santos (Fig. 5). También aumentó a 15% su representatividad en la Cordillera Pelada.

Weinmannia trichosperma y *Eucryphia/Caldcluvia*

Taxa característicos del Bosque Valdiviano, como *Eucryphia/Caldcluvia*, y del Bosque Nordpatagónico, como *Weinmannia trichosperma*, presentan un patrón de distribución similar durante el Tardiglacial y Holoceno. Entre 12.500 y 9.500 años A.P. ambos taxa tenían una baja (5-15%) representatividad, principalmente en la costa oriental de la Isla de Chiloé y extremo sur de la Depresión Intermedia (Fig. 6).

Entre 9.500 y 3.000 años A.P. ambos taxa aumentaron sus abundancias, junto a una notable expansión hacia el norte a lo largo de la Depresión Intermedia. La expansión de ambos taxa no fue simultánea, sino que más tempranamente dominó *Weinmannia trichosperma*, alcanzando porcentajes promedio de hasta 33% en Puerto Carmen, entre 9.500 y 9.000 años A.P. (Villagrán 1988a). Alrededor de 7.000 años A.P. se produjo la expansión de *Eucryphia/Caldcluvia* dentro de la misma área que abarcaba *Weinmannia*, con porcentajes promedio de polen de 22% en Laguna Pastahué (Villagrán 1985). Después de los 3.000 años A.P. ambos taxa muestran un desplazamiento de sus áreas hacia los Andes (Fig. 6), ocupando los sitios que habrían ocupado *Nothofagus procera/obliqua* en el lapso anterior. *Eucryphia/Caldcluvia* tiende a concentrarse en el sector andino norte de la Región de los Lagos, mientras que *Weinmannia* lo hace en el sector andino-sur.

ESTRUCTURACION DE LOS BOSQUES TEMPLADOS DE CHILE E INTERPRETACION PALEOCLIMATICA

A continuación se propone una reconstrucción de la historia climática de los bosques templados de la Región de los Lagos de Chile, considerando conjuntamente la distribución de los taxa analizados.

Tardiglacial y transición Pleistoceno-Holoceno (12.500-9.500 años A.P.)

En el período inmediatamente anterior al considerado en este trabajo, antes de 13.000 años, se han descrito (Villagrán 1988a, 1991a) las fases con vegetación herbácea pionera que precedieron a la colonización del bosque en la Isla de Chiloé. Entre 14.000 y 13.000 años estos registros palinológicos y los de Coleópteros fósiles (Ashworth & Hoganson 1984) de la Región de los Lagos evidencian una simultánea y rápida expansión del bosque lluvioso templado y fauna asociada. El elemento florístico dominante a partir de esta fecha,

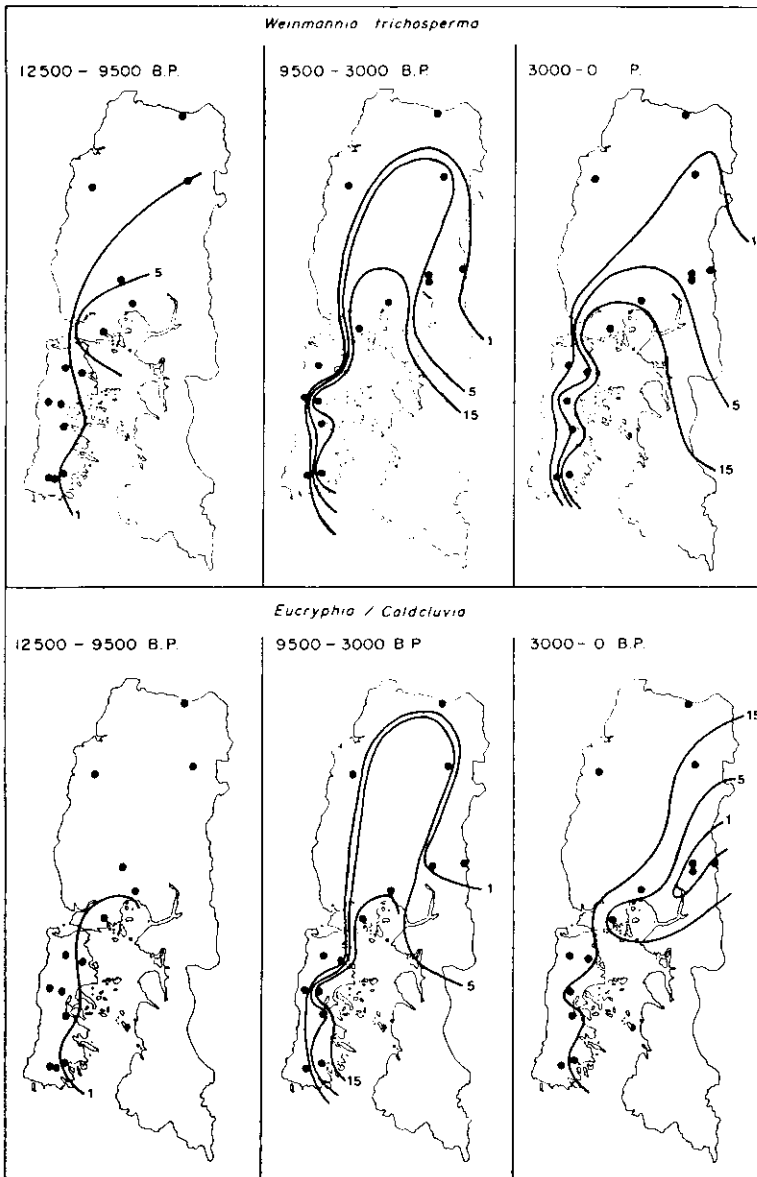


Fig. 6: Líneas isopolen para *Weinmannia trichosperma* y *Eucryphia/Caldcluvia*.
Isopollen lines for *Weinmannia trichosperma* and *Eucryphia/Caldcluvia*.

hasta alrededor de 9.500 años, es el de Bosque Nordtapagónico.

En la Depresión Intermedia y costa oriental de la Isla de Chiloé, los taxa arbóreos más abundantes estuvieron representados por varias especies de Myrtaceae, mientras que en los sitios de mediana altura al sur de la Isla de Chiloé predominaron *Fitzroya/Pilgerodendron*. En la Cordillera de la Costa los taxa más abundantes fueron *Nothofagus* tipo *dombeyi* y *Podocarpus nubigena*. En las cimas de esta Cordillera (so-

bre 700 m) se desarrollaron Tundras Magallánicas con especies en cojín (*Astelia*, *Donatia* y *Gaimardia*; Villagrán 1991b). Todas estas especies resisten condiciones templado-frías y son fuertemente higrófilas, de manera que su abundancia sugiere alta pluviosidad y temperaturas algo más frías que las actuales durante el Tardiglacial y transición Pleistoceno-Holoceno.

La dominancia de las Myrtaceas en la Depresión Intermedia y los focos de concentración de *Fitzroya/Pilgerodendron* y

Tepualia stipularis en el extremo sur de la misma, todos ellos taxa adaptados a suelos anegados con mal drenaje, sugiere que la colonización de los sitios bajos fue influida por alteraciones de los sustratos, asociadas al efecto periglacial. En concordancia con esta interpretación, en sitios bajos de la costa oriental de Chiloé, tales como Puerto Carmen (Villagrán 1988a) y Lago Tarahuín (Villagrán 1991a), y de la Depresión Intermedia, tales como Rucañancu (Heusser 1984) y Alerce I (Heusser 1966) se han descrito para este lapso de tiempo hidroseres que van desde fases con predominio de taxa acuáticos y palustres (*Isoetes*, *Sagittaria*, *Myriophyllum*, *Pediastrum*) hasta la formación de vegas de Ciperáceas, las que sugieren relleno gradual de lagos con vegetación, bajo condiciones de paulatino ascenso de las temperaturas.

Holoceno Temprano y Medio (9.500-3.000 años A. P.)

Durante este período se produjeron los cambios más notables en la composición de los bosques templados de la Región de los Lagos. Se observó un retroceso de las Myrtaceae hacia los sitios más oceánicos de la Isla de Chiloé y la expansión de elementos Valdivianos, tales como: *Eucryphia/Caldcluvia* y *Aextoxicon punctatum*, y Nordpatagónicos, e.g. *Weinmannia trichosperma*, en la Depresión Intermedia. Estos taxa son más termófilos y resistentes a la sequía que las Myrtaceas que ocupaban este sector en el Tardiglacial. Estos cambios florísticos sugieren una disminución de las lluvias durante este lapso. El máximo de *Weinmannia*, ca. 9.500 años A.P., habría coincidido con el óptimo climático, con temperaturas y lluvias moderadas. El máximo de *Eucryphia/Caldcluvia*, ca. 7.000 años A.P., habría correspondido al tiempo con mayor calentamiento y sequedad.

En concordancia con esta interpretación climática, en los Andes se observó durante el Holoceno temprano y medio un ascenso altitudinal de *Nothofagus* tipo *dombeyi* (Fig. 2), taxa higrófilo y resistente al frío, y una notable expansión hacia el sur del Bosque Caducifolio de *Nothofagus pro-*

cera/obliqua (Fig. 5). Este es el bosque templado relativamente más termófilo y resistente a la sequía. Una interpretación alternativa para la dominancia de Fagáceas en los Andes, podría ser su relación conocida con las repetidas erupciones volcánicas que afectaron esta región durante el Holoceno (Auer 1958, Stern 1990).

Holoceno Tardío y Reciente (3.000 años A.P. - presente)

La estructura florística actual del bosque templado de la Región de los Lagos se estableció solamente hace 3.000 años. En base a este estudio se propone la siguiente secuencia de eventos en este período: a) Retroceso hacia el norte, por la Depresión Intermedia, del Bosque caducifolio de *Nothofagus procera/obliqua*; b) Expansión hacia los Andes de los elementos característicos del actual Bosque Valdiviano (*Eucryphia/Caldcluvia*) y Nordpatagónico (*Weinmannia trichosperma*, *Fitzroya/Pilgerodendron* y *Saxegothaea conspicua* (Villagrán 1980); c) Mezcla de los elementos florísticos Valdivianos con los ya presentes en los Andes en el Holoceno Medio (*Aextoxicon punctatum*, *Nothofagus* tipo *dombeyi* y *Podocarpus nubigena*; d) Probable desplazamiento de las Myrtaceas a ambas vertientes de la Cordillera de la Costa, áreas en que se concentran en la actualidad. La falta de registros palinológicos provenientes de sectores costeros del sur de Chile (39-43°S) no permite asegurar si estos taxa estaban presentes en la costa durante los períodos anteriores.

Esta secuencia de eventos sugiere un aumento paulatino de las lluvias hasta sus niveles modernos y el establecimiento del clima y vegetación actuales de la Región de los Lagos después de los 3.000 años.

REFUGIOS DEL BOSQUE TEMPLADO

Las paleodistribuciones descritas sugieren tres posibles áreas de refugio del bosque templado en la Región de los Lagos durante la última glaciación. Ellas son: (i) Cordillera de la Costa (cordilleras de

Piuchué y Pelada) y montañas bajas del suroeste de la Isla de Chiloé. (ii) Sectores no glaciados de la costa sur de Llanquihue y noroeste de Chiloé. (iii) Sector situado al norte de la Región de los Lagos, probablemente Cordillera de Nahuelbuta, Depresión Intermedia y faldeos de los Andes.

Cordillera de la Costa: Los taxa del bosque Nordpatagónico templado-frío, i.e. Coníferas, Myrtaceae y *Nothofagus* tipo *dombeyi*, higrófilos y resistentes al frío, se habrían refugiado en la Cordillera de la Costa, preferentemente en su extremo sur (Cordillera de Piuchué), durante los estadios de la última glaciación. Desde allí habrían expandido hacia los sectores bajos de la Isla de Chiloé y la Depresión Intermedia durante los interestadiales y Tardiglacial. Evidencias provenientes del centro de la Isla de Chiloé (Pid-Pid, Villagrán 1985) muestran predominio del Bosque Nordpatagónico-Subantártico con *Nothofagus* tipo *dombeyi*, *Podocarpus nubigena*, *Fitzroya/Pilgerodendron*, *Drimys* y Myrtaceae entre 33.000-36.000 años A.P., lapso interpretado como a un interestadial durante la última edad glacial. Durante el Máximo de la última glaciación, entre 27.000 y 14.000 años A.P., tres perfiles provenientes del norte de la Isla de Chiloé (Taiquemó, Heusser *et al.* 1977; Río Negro, Villagrán 1988b; Loncomilla, Villagrán 1991a) muestran predominancia de un mosaico vegetacional con *Nothofagus* tipo *dombeyi*, abundantes Campanas con plantas en cojines (*Astelia*, *Donatia*, *Gaimardia*, *Dacrydium*) y solamente trazas del elemento arbóreo del Bosque Nordpatagónico. Como se ha mostrado, durante el Tardiglacial nuevamente el Bosque Nordpatagónico expande hacia los sectores bajos y de mediana altitud y, en distintos períodos del Holoceno, ocupa los Andes donde se concentran actualmente. El extremo sur de la Depresión Intermedia, en torno al Seno de Reloncaví, puede haber constituido un "corredor" entre Chiloé y los Andes para algunas Coníferas, debido a la posible conexión terrestre entre estos territorios durante el Tardiglacial y a la penetración de la influencia oceánica determinada por la interrupción de la Cordillera de la Costa a esta latitud.

Costa de Llanquihue y Chiloé: Los elementos relativamente más termófilos del bosque templado, como *Eucryphia/Caldcluvia*, *Aextoxicon punctatum* y *Weinmannia trichosperma*, no han sido registrados en la Región de los Lagos durante la época glacial. Durante el Tardiglacial su representatividad fue baja y restringida al sector sur de la provincia de Llanquihue y a la costa oriental de la Isla de Chiloé. A partir de los 9.500 años se produjo desde estos sectores una expansión en sentido noreste, hacia la Depresión Intermedia y los Andes. Los refugios más probables para estos taxa pueden haber estado situados en la costa de Llanquihue-norte de Chiloé y en las laderas orientales de la Cordillera de la Costa, lugares en donde los taxa habrían subsistido como manchones aislados de bosque, como lo sugiere la paleodistribución disyunta de *Aextoxicon punctatum* a inicios del Holoceno (Fig. 4).

Norte de la Región de los Lagos: Los refugios del bosque templado caducifolio, representado por *Nothofagus procer/obliqua*, y el bosque andino representado por *Prumnopitys andina*, se habrían situado al norte de la Región de los Lagos, probablemente en la Cordillera de Nahuelbuta (37-38°S), Depresión Intermedia y faldeos de los Andes. Ambos taxa estaban presentes durante el máximo glacial a los 34°30', en la Depresión Intermedia de Chile Central (Tagua-Tagua, Heusser 1983) y, representados por trazas, en la Región de los Lagos. *Prumnopitys andina* se distribuye actualmente en los Andes, sobre 500 m de altura. Tanto su presencia Tardiglacial en la Depresión Intermedia, en Rucañancu (Fig. 4), como la persistencia actual de pequeñas poblaciones aisladas y muy escasas en las Cordilleras de Nahuelbuta y Pelada, sugieren que estas regiones pueden haber actuado como refugios de la especie durante la edad glacial. De la paleodistribución de *Nothofagus procer/obliqua* (Fig. 5) se desprende que este taxa estaba presente en la Depresión Intermedia en el Tardiglacial, a los 39°S (Rucañancu, Heusser 1984), y expandió en el Holoceno temprano y medio hacia el sureste por los Andes, hasta los 41-42°S (Lago Todos los Santos, Villagrán

1980). En el Holoceno tardío se registra en los lagos Nahuelhuapi, Lacar y Futaulauquén en Argentina (Auer 1958). El perfil Vaca Lauquén, a los 37°S en Argentina (Markgraf 1987), sugiere que este taxa habría expandido también hacia el noreste, por la vertiente oriental de los Andes, después de 4.500 años A.P.

CONCLUSION

Se puede concluir que la composición florística y la distribución actual de los bosques lluviosos templados de la Región de los Lagos del sur de Chile son el producto de eventos de expansión muy recientes, ocurridos a distintos tiempos desde el Tardiglacial hasta el Holoceno tardío. La dinámica distribucional parece haber estado controlada por variaciones en las lluvias, asociadas a la topografía, y a la situación geográfica de los refugios glaciales del bosque, en la Cordillera de la Costa y litoral. Probablemente otros factores, tales como el vulcanismo en los Andes, drenaje de los suelos en la Depresión Intermedia, afectaron también los patrones de migración de los taxa durante el Tardiglacial.

AGRADECIMIENTOS

La autora desea expresar su reconocimiento al Profesor Dr. Hans-Jürgen Beug, por su estímulo y sugerencia para realizar este trabajo y al Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD), por su apoyo financiero durante el desarrollo del mismo. A los doctores Juan Armesto y Vera Markgraf, por los comentarios críticos al manuscrito y asistencia editorial. La información básica utilizada en este trabajo ha sido recopilada con el financiamiento de los proyectos 1461 y 860-1988, de Fondecyt, y N2010/8635 del DTI. La elaboración final del trabajo fue realizada en el marco del Proyecto Fondecyt 91-0844.

LITERATURA CITADA

- ASHWORTH A & HOGANSON JW (1984) Testing the Late Quaternary climatic record of Southern Chile with evidence from fossil Coleoptera. In: Vogel JC (ed.) Late Cainozoic Paleoclimates of the Southern Hemisphere: 85-102. AA Balkema, Rotterdam.
- AUER V (1958) The Pleistocene of Fuego-Patagonia. Part II. The history of the flora and vegetation. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae*, A III, 50: 1-239.
- HEUSSER CJ (1966) Late-Pleistocene pollen diagrams from the Province of Llanquihue, Southern Chile. *American Philosophical Society Proceedings* 110: 269-305.
- HEUSSER CJ (1982) Palynology of Cushion Bogs of the Cordillera Pelada, Province of Valdivia, Chile. *Quaternary Research* 17: 71-92.
- HEUSSER CJ (1983) Quaternary pollen record from Laguna de Tagua-Tagua, Chile. *Science* 219: 1429-1432.
- HEUSSER CJ (1984) Late-Glacial-Holocene Climate of the Lake District of Chile. *Quaternary Research* 22: 77-90.
- HEUSSER CJ & FLINT RF (1977) Quaternary glaciations and environments of northern Isla Chiloé, Chile. *Geology* 5: 305-308.
- MARKGRAF V (1987) Paleoenvironmental changes at the northern limit of the Subantarctic *Nothofagus* forest. *Quaternary Research* 29: 119-129.
- MARKGRAF V (1991) Younger Dryas in southern South America. *Boreas* 20: 63-69.
- MERCER JH (1984) Late Cainozoic glacial variations in South America south of the equator. In: Vogel JC (ed.) Late Cainozoic Paleoclimates of the Southern Hemisphere: 45-58. Balkema, Rotterdam.
- OBERDORFER E (1960) Pflanzensoziologische Studien in Chile. Verlag von J. Cramer, Weinheim.
- PORTER SJ (1981) Pleistocene glaciation in the southern lake District of Chile. *Quaternary Research* 16: 263-292.
- RODRIGUEZ R, O MATTHEI & M QUEZADA (1983) Flora arbórea de Chile. Editorial de la Universidad de Concepción, Chile.
- STERN CHR (1990) Tephrochronology of Southernmost Patagonia. *National Geographic Research* 6: 110-126.
- VEBLEN TT, DH ASHTON, FM SCHLEGEL & AT VEBLEN (1977) Plant succession in a timberline depressed by vulcanism in South-central Chile. *Journal of Biogeography* 4: 275-294.
- VEBLEN TT, C DONOSO, FM SCHLEGEL & B ESCOBAR (1981) Forest dynamics in South-central Chile. *Journal of Biogeography* 8: 211-247.
- VILLAGRAN C (1980) Vegetationsgeschichtliche und pflanzensoziologische Untersuchungen im Vicente Pérez Rosales Nationalpark, Chile. *Dissertationes Botanicae* 54: 1-165.
- VILLAGRAN C (1985) Análisis palinológico de los cambios vegetacionales durante el Tardiglacial y Postglacial en Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 57-69.
- VILLAGRAN C (1988a) Late Quaternary Vegetation of Southern Isla Grande de Chiloé, Chile. *Quaternary Research* 29: 294-306.
- VILLAGRAN C (1988b) Expansion of Magellanic Moorland during the Late Pleistocene: Palynological Evidence from Northern Isla de Chiloé, Chile. *Quaternary Research* 30: 304-314.
- VILLAGRAN C (1990a) Glacial Climates and their effects on the history of the vegetation of Chile: A synthesis based on palynological evidence from Isla de Chiloé. *Review of Paleobotany and Palynology* 65: 17-24.
- VILLAGRAN C (1991a) Glacial, Late Glacial and Post-Glacial climate and vegetation of the Isla Grande de Chiloé, Southern Chile (41-44°S). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* (en prensa).
- VILLAGRAN C (1991b) Desarrollo de Tundras Magallánicas durante la transición Glacial-Postglacial en la Cordillera de la Costa de Chile: ¿Evidencias de un evento equivalente al Younger Dryas? *Bamberger Geographische Schriften* 11: 245-256.